УДК 569.32(119)(477.5)

Л. И. Рековец

ГРЫЗУНЫ (RODENTIA) ДЕСНЯНСКОГО ПОЗДНЕГО ПАЛЕОЛИТА (ПУТИ СТАНОВЛЕНИЯ ФАУНЫ И ЕЕ ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ)

На территории северной части Украины, прилегающей к долине р. Десна, известно около 20 местонахождений крупных и мелких ископаемых млекопитающих, которые в основном связаны с позднепалеолитическими поселениями человека, а также с заполнителями щелей и пещер древних песчаников палеогенового возраста и кротовинами. Наиболее богата фауна грызунов в местонахождениях у г. Новгород-Северский, а также в окрестностях сел Мезин, Чулатов, Пушкари, Араповичи и Хотылево. Изучением фауны млекопитающих из этих местонахождений занимался И. Г. Пидопличко, в основном в 30-е годы, позднее — В. И. Громов (1948), В. А. Топачевский (1961), Н. Л. Корниец (1962), И. М. Громов (1965), А. К. Маркова (1975) и др. В результате проведенных исследований мы получили ряд данных, повлиявших на некоторые представления, трактовавшиеся с позиций антигляциализма.

Остатки грызунов в местонахождениях, приуроченных к деснянскому позднему палеолиту, относятся к 15 * видам, что составляет 42,8% общего количества видов млекопитающих. Они наиболее многочисленны в новгород-северском местонахождении (таблица). В фауне грызунов этого региона северные виды составляют 20, степные — 60, интразональные — 20%. Количественная подчиненность арктических видов степным очевидна. Отметим, что среди крупных млекопитающих северные формы составляют 22,2%. Фоновыми видами рассматриваемых нами местонахождений и почти всего позднего палеолита СССР являются узкочерепная полевка — *Microtus (Stenocranius) gregalis* Pall., степная пеструшка — *Lagurus lagurus* Pall. и копытные лемминги — *Dicrostonyx gulielmi* Sanf., остатки которых составляют 90,9%. Среди них преобладает узкочерепная полевка (40,0%). В незначительном количестве представлены серый хомячок (*Cricetulus migratorius* Pall.), лемминг сибирский (*Lemmus* cf *sibiricus* Kerr.), пеструшка желтая (*Eolagurus luteus* Evers.), полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.). Отражением специфики экологической обстановки и внутривидовой дифференциации грызунов деснянского палеолита может быть наличие самостоятельных подвидовых форм (Рековец, 1978, 1978а). Для фауны Европы этого времени характерно также присутствие специфичных видов: *Citellus severskensis* I. Grom., *C. superciliosus* Kaup, *Dicrostonyx gulielmi.* Sanf. Из обнаруженных нами 14 ископаемых видов грызунов к настоящему времени в этом регионе сохранилось всего 5 (*Allactaga jaculus* Pall., *Sicista subtilis* Pall., *Cricetulus migratorius* Pall., *Arvicola terrestris* L., *Microtus oeconomus* Pall.).

Из числа видов семейства беличьих (Sciuridae) к настоящему времени придеснянский регион утратил всех представителей плейстоценовой фауны. Представители рода сурков (*Marmota*) известны из плиоцена

* Н. К. Верещагин и И. Е. Кузьмина (1977) для стоянок Елисеевичи и Юдиново, относящихся к деснянскому позднему палеолиту, указывают хомяка (*Cricetus* sp.) и бобра (*Caster fiber* L.).

Видовой и количественный состав фауны грызунов из некоторых местонахождений деснянского позднего палеолита

Виды	Новгород-Северский				Мезин		Чулатов		Пушкари		Всего	
	I **		II		I	II	I	II	I	II	I	II
	абс.	%	абс.	%								
Sciuridae	18	0,76	3	0,36	4	1	2	2	—	—	24	6
Marmota cf. *bobac* M ü l l.	33	1,38	15	1,8	—	—	—	—	—	—	33	15
Citellus severskensis I. G r o m. *Citellus superciliosus palaeodesnensis* subsp. nov.	45	1,9	9	1,0	1	1	—	—	—	—	46	10
Dipodidae *												
Allactaga jaculus severskensis subsp. nov.	322	14,0	18	2,0	—	—	17	1	—	—	349	19
Cricetidae												
Cricetulus migratorius parvus subsp. nov.	17	1,4	12	1,4	—	—	—	—	—	—	17	12
Dicrostonyx gulielmi Sanford.	420	17,6	205	24,0	13	6	7	4	1	1	441	216
Lemmus cf. *sibiricus* K e r r.	7	0,3	3	0,36	—	—	—	—	1	1	8	4
Lagurus lagurus major subsp. nov.	520	21,7	238	26,9	—	—	—	—	—	—	520	238
Eolagurus luteus antecedens subsp. nov.	7	0,3	3	0,36	—	—	—	—	—	—	7	3
Arvicola terrestris L.	24	1,0	11	1,2	1	1	—	—	1	1	26	13
Microtus (Stenocranius) gregalis kriogenicus R e k o v e t s	925	40,0	357	40,0	—	—	10	7	1	1	936	365
Microtus oeconomus major R e k o v e t s	14	0,6	9	10	—	—	—	—	—	—	14	9
Всего	2362	—	883	—	19	9	36	14	4	4	2421	910

* В семействе Dipodidae И. М. Громов (1961, 1963) указывает вид *Sicista* cf. *subtilis* P a l l. для новгород-северского местонахождения. ** I — количество остатков; II — количество особей.

Евразии и, ввиду их слабой морфологической обособленности, видимо, недавно сформировались в самостоятельные виды (Зимина, Герасимов, 1971). Во второй половине четвертичного периода сурки были широко распространены в Европе, где они становятся постоянным компонентом фауны во время вюрмского оледенения. В восточной ее части преобладает вид близкий к байбаку. В раннем голоцене, в связи с изменениями климата и появлением больших лесных массивов, ареал сурков значительно сократился (в Западной Европе они были вытеснены в высокогорья Альп и Карпат, а в Восточной — далее на юго-восток). С территории центральной части Русской равнины они исчезли в недавнее историчсекое время, что связано с хозяйственной деятельностью человека.

Нет сомнения в том, что *Citellus severskensis* являлся типичным представителем смешанных фаун Европейской части СССР, а его экологическую нишу в голоцене занял *Citellus suslicus* Guld., который в настоящее время очень малочислен на данной территории. Первое появление *Citellus superciliosus* в Западной Европе, по данным Яноши (1972), относится к верхам миндельского яруса (фаза Уппонь), а в Восточной Европе достоверные остатки его обнаружены в местонахождениях последнепровского времени. Этот вид, существовавший до конца позднего плейстоцена, в представлении И. М. Громова, явился исходным для современных *C. major* Pall. и *C. fulvus* Licht. (Громов и др. 1965). В настоящее время представители подрода *Colobotis* западнее Днепра не встречаются. Исчезновение крупных сусликов в северной части Украины, вероятно, следует относить к более позднему времени.

Большой тушканчик (*Allactaga jaculus*), входивший в состав смешанных фаун, известен из плейстоценовых отложений Центральной и Восточной Европы. В пределах изучаемого региона достоверные остатки его относятся к позднеднепровскому времени, где вид являлся непреложным элементом существовавшей здесь степной верхнехазарской фауны. В настоящее время этот вид очень редок на данной территории.

Представители семейства мышей (Muridae) почти повсеместно встречаются в раннеантропогеновых отложениях юга Европейской части СССР. В этом плане пока мы не располагаем достаточными данными по хазарским комплексам, однако представители рода лесных и полевых мышей (*Apodemus*) известны на северо-западе Европы начиная с конца среднего плейстоцена до современности. В составе позднеплейстоценовых, в том числе и смешанных фаун центральных областей Восточной Европы, виды этого семейства пока неизвестны. Такой характер временного распределения их неслучаен и является отражением специфики палеогеографической обстановки, развитие которой было направлено в сторону образования ландшафтных зон тундро-степного облика. Косвенным доказательством этому может быть распределение ареалов родов *Dicrostonyx* и *Apodemus,* которые в настоящее время не перекрываются. Естественное обогащение современной фауны видами этого семейства произошло в древнеголоценовое время.

Род серые хомячки (*Cricetulus*) известен на территории Восточной Европы с конца позднего плиоцена и почти повсеместно представлен в плейстоценовых (большей частью среднеплейстоценовых) отложениях Волги, Дона, Урала, Крыма и Приднепровья. Как представитель хазарской степной фауны *C. migratorius* входил в состав смешанных фаун придеснянского и смежных регионов, сохранив свое спорадичное распространение и до настоящего времени.

В подсемействе полевковых (Microtinae) из 8 ископаемых видов в этом регионе ныне сохранилось только 2 (*Arvicola terrestris* и *Microtus*

oeconomus). Важно также отметить, что в составе смешанных фаун Русской равнины отсутствуют серые полевки арвалоидной и лесные полевки клетриономисной ветвей, которые в достаточном количестве представлены в более ранних (среднеплейстоценовых) отложениях, что служит прямым доказательством смены экологической обстановки в этом регионе на протяжении плейстоцена. Обогащение современной фауны видами этих родов произошло в древнеголоценовое время.

Ареал представителей трибы Lagurini с позднего плейстоцена сместился далеко на восток за счет исчезновения их в Западной и частично в Восточной Европе. Наиболее интенсивное отступление западной границы ареала происходило в голоцене. Известные с конца позднего плиоцена (род *Eolagurus*) и раннего антропогена (род *Lagurus*) Евразии они представлены близкими к современным видам формами. Первые находки *Lagurus lagurus* сделаны в миндель-рисских отложениях Европы. С этого времени и до конца позднего плейстоцена они составляют одну из фоновых группировок фауны грызунов, входя в состав смешанных фаун (Chaline, 1972; Яноши, 1972; Громов, Поляков, 1977). Пути миграций этого и других видов полевковых в Западной Европе, сопряженные с биогеографическими изменениями климата в четвертичном периоде, определены в работе Шалина (Chaline, 1973). В настоящее время западная граница ареала *L. lagurus* оконтурена руслом Днепра, а в придеснянском регионе вид вообще не встречается.

Сходная картина плейстоценового развития наблюдается у *Eolagurus luteus*. Отличия от предыдущего вида заключаются в том, что *E. luteus* не был распространен далеко на запад и остатки его встречаются в местонахождениях в значительно меньшем количестве. Закономерности количественного взаиморaспределения этих видов для различных широт Европейской части СССР хорошо прослежены В. А. Топачевским (1961).

Появление рода *Dicrostonyx* относится к началу антропогена и приурочено к северной части Голарктики. На протяжении всего антропогена в Западной Европе отмечено несколько циклов миграций представителей этого рода и других видов грызунов, которые согласуются с выделенными Шалином биогеографическими климатозонами. Максимальная волна прохореза их в южном направлении для Восточной Европы падает на поздневалдайское время, когда граница их распространения проходила от Румынии и Молдавии через г. Канев (Украина), Красновидово (Камско-Куйбышевское Поволжье) по реке Чусовой и далее к востоку до Алтая. В среднем плейстоцене род представлен самостоятельным видом *Dicrostonyx simplicior* F e j f. Другой вид — *D. gulielmi*, характерный представитель всех позднеплейстоценовых фаун Европы,— является составным звеном в кладогенезе трибы Dicrostonyxini и становлении современного *D. torguatus* P a l l., будучи его прямым предком.

Род *Lemmus* в Западной Европе известен из поздневиллафранкских отложений Венгрии (Острамос) и Шернфельда. В Восточной Европе форма, близкая к *L. lemmus* L., представлена в составе позднетаманской микротериофауны Черткова (Тернопольская обл.) и в раннеантропогеновых отложениях Ворошиловградской обл., а также в Румынии — Betfia-VII (Terzea, 1972). Остатки рода среднечетвертичного времени известны для более северных (бассейн Верхней Волги) районов Европейской части СССР и Западной Европы. *Lemmus sibiricus* вместе с представителями рода *Dicrostonyx* обитает в суровых тундровых условиях, а в позднеплейстоценовое время при благоприятствии таковых достигал 52° с. ш. с последующим отступлением ареала к северу.

2 8—1784

Узкочерепная полевка — *M. (Stenocranius) gregalis* — как вид окончательно сформировавшийся, видимо, в первой половине плейстоцена, была распространена почти по всей территории Европы и в настоящее время образует тундровую и степную популяции. Узкочерепная полевка из придеснянских местонахождений более сходна с современными тундровыми формами, о чем следует помнить при решении вопросов палеогеографии (Рековец, 1978).

Виды интразональных биотопов (*A. terrestris* и *M. oeconomus*), достоверно известные с миндель-рисского времени, достаточно широко представлены в фаунистических комплексах второй половины плейстоцена, а также в настоящее время.

Подводя некоторые итоги наших знаний по истории формирования фауны грызунов деснянского позднего палеолита, отметим, что начиная со второй половины плейстоцена она подвергалась значительным количественным и качественным преобразованиям. Обогащение ее происходило, вероятно, дважды. Первый раз во время похолодания, когда к хазарской степной фауне, обедненной в результате исчезновения ряда лесо-луговых форм, прибавились арктические виды и образовалась смешанная фауна. Второй раз — уже в древнеголоценовое и более позднее время после обеднения последней и исчезновения значительного количества видов, их биологические ниши были заполнены в основном представителями семейства мышиных и некоторыми видами полевок (обыкновенная, лесная и др.).

В целом грызуны из местонахождений деснянского позднего палеолита отличаются от таковых из смежных регионов и современных более крупными размерами, что является весьма надежным морфо-физиологическим показателем степени адаптации форм к более суровым условиям существования (в соответствии с правилом Бергмана).

У большинства представителей отряда, наряду с крупными размерами, имелись частные приспособления к обитанию в более сухих и открытых пространствах. В этом плане наиболее существенными являются данные, полученные на основе сравнительно-морфологического изучения жевательного аппарата, особенно коренных зубов. Так, некоторые виды — *M. (Stenocranius) gregalis, M. oeconomus,* — имеют менее выраженную фоссориальноть. Особенности строения их резцов и альвеалярного бугра, а также мест прикрепления жевательных мышц указывают на то, что норы они прокладывали в более плотной почве. Некоторые виды полевковых имеют усложненную жевательную поверхность коренных зубов, следовательно, они питались более грубым кормом. Подтверждением последнему служат также некоторые особенности морфологического строения нижних челюстей и коренных зубов у *Citellus superciliosus* и *Allactaga jaculus* (расположение основных элементов зубов, срастаемость их корней, характеристика мест прикрепления жевательных мышц и др.).

Условия существования определенным образом отразились и на скорости эволюционных преобразований видов. Наименее изменчивыми оказались виды влажных биотопов (*Arvicola terrestris, Microtus oeconomus*). Наибольшую изменчивость во времени имеют *Dicrostonyx gulielmi*. Значительной морфотипической (по M_1) изменчивостью обладают *M. (Stenocranius) gregalis* и *Lagurus lagurus*. Представители остальных семейств тоже оказались не столь консервативны в своем развитии и представлены в основном новыми подвидами, которые, вероятно, следует рассматривать на уровне аллохронных популяций. Учитывая специфику условий существования этих видов грызунов, можно также утверждать, что они имели широкую экологическую пластичность, ко-

торая явилась не одной из возможных причин образования смешанных фаун, как это считали Браунер (1934), Кузнецов-Угамский (1934), Шарлемань (1934), а скорее всего результатом воздействия биоценотических факторов.

Климатические условия второй половины плейстоцена способствовали расселению тундровых видов в пределы средней полосы Европы. Процесс прохореза арктических форм, возможно, осуществлялся путем вклинивания их в пределы коренной хазарской фауны по долинам рек, в поймах которых были благоприятные биотопы. Поэтому смешанные фауны следует понимать не как механическое смешение степных и арктических видов, а как единый, исторически сложившийся комплекс, имеющий свои закономерности развития. Образование смешанных фаун не является результатом прямого миграционного процесса, ибо тогда игнорируется роль воздействия факторов, ведущих к коренным изменениям элементов биогеоценозов. Вероятно, смешанные фауны нельзя также рассматривать как промежуточный этап в становлении и развитии современной фауны Тундры и Степи. Известно, что развитие последних началось в более раннее время.

Верхнепалеолитическому комплексу, в состав которого входили смешанные фауны, предшествовал хазарский фаунистический комплекс (средний плейстоцен). В это время на значительной части территории Западной и Восточной Европы господствовали открытые ландшафты степного типа с лесными массивами в околоводных биотопах (Величко, 1973). Как отмечает А. К. Маркова (1975), на Русской равнине фауна хазарского типа появилась в период окско-днепровского интервала во время формирования I доднепровской почвы. В видовом и количественном отношении в этой фауне преобладают степные виды — *Citellus* sp., *Allactaga* sp., *Cricetulus kipiani* I. Grom., *Lagurus transiens* Janossy, (нижнехазарское время), *Lagurus lagurus* Pall., (верхнехазарское время), *Eolagurus luteus volgensis* Alexand. и др. В значительном количестве в захоронениях представлены виды луговых и интразональных биотопов (полевки микротидной и питимисной ветвей), а также лесные формы — лесные полевки, мыши, сони (Агаджанян, 1971; Александрова, 1976). В дальнейшем, в связи с изменениями климата в сторону похолодания, видовой состав этой фауны значительно изменился, что существенным образом отразилось на характере верхнепалеолитического комплекса в целом. Эти изменения выражались в следующем:

1. Общее обеднение биогеоценозов и исчезновение лесных и ряда других форм млекопитающих, что сопряжено с исчезновением лесной растительности и обеднением растительного покрова в целом.

2. Сохранение видов-обитателей открытых пространств, которые были свойственны предыдущим фаунистическим группировкам и в смешанной фауне составили ее автохтонный элемент — степное ядро.

3. Обогащение фауны за счет прохореза в центральные районы Европы арктических видов млекопитающих и птиц, что и привело к образованию смешанных фаун.

4. Потепление климата в конце позднего плейстоцена и обеднение смешанной фауны за счет отступления арктических видов к северу.

ЛИТЕРАТУРА

Агаджанян А. К. Грызуны плейстоцена центра и юга Русской равнины. Авт. канд. дис. М., 1971, 23 с.

Александрова Л. П. Грызуны антропогена Европейской части СССР. М., «Наука», 1976, 97 с.

Браунер А. А. О «смешанности» ископаемых фаун.— Природа, 1934, № 11, с. 92—93.

Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. М., «Наука», 1973, 255 с.
Верещагин Н. К., Кузьмина И. Е. Остатки млекопитающих из палеолитических стоянок на Дону и Верхней Десне. В кн.: Мамонтовая фауна Русской равнины и Восточной Сибири (Труды ЗИН АН СССР, т. 72). Л., 1977, с. 77—99.
Громов В. И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (Млекопитающие, палеолит).— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, геол. сер., вып. 64, 1948, с. 520.
Громов И. М., Бибиков Д. И., Калабухов Н. И., Мейер М. Н. Наземные беличьи (Marmotinae). В кн.: Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III. М., «Наука», 1965, 466 с.
Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae). Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III, вып. 8. Л., «Наука», 1977, 500 с.
Зимина Р. П., Герасимов И. П. Перигляциальная экспансия сурков (Marmota) в средней Европе в течение верхнего плейстоцена.— Бюлл. МОИП, 1971, 76 (1), с. 37—49.
Корнієць Н. Л. Про причини вимирання мамонта на території України. В кн.: Викопні фауни України і суміжних територій, вип. І., К., Вид-во АН УРСР, 1962, с. 91—155.
Кузнецов-Угамский Н. Н. По поводу «смешанных» ископаемых фаун.— Природа, 1934, № 8, с. 73—74.
Маркова А. К. Плейстоценовые грызуны Приднепровья и их значение для палеогеографии и стратиграфии. Автореф. канд. дис. М., 1973, 30 с.
Рековец Л. И. Новый подвид узкочерепной полевки (Microtus gregalis Pall.) из позднеплейстоценовых отложений Украины.— ДАН УССР, сер. Б, 1978, № 6, с. 559—562.
Рековец Л. И. Новый ископаемый подвид полевки-экономки (Microtus oeconomus Pall.) из позднего плейстоцена Украины. — ДАН УССР, сер. Б, 1978а, № 7, с. 449—452.
Топачевский В. О. Нові матеріали до антропогенової історії фауни ссавців Середнього Придніпров'я. — Збірн. праць Зоол. муз., № 30, К., 1961, с. 9—20.
Шарлемань Н. В. О «смешанной» фауне в четвертичных отложениях Новгород-Северска.— Природа, 1934, № 11, с. 94—95.
Яноши Д. Граница между нижним и средним плейстоценом, установленная на основании изучения остатков мелких позвоночных в Венгрии. В кн.: Геология и фауна нижнего и среднего плейстоцена Европы. М., «Наука», 1972, с. 117—122.
Chaline J. Les Rongeurs du Pleistocene moyen et supereur de France. Paris, 1972, 410 p.
Chaline J. Biogeographie et fluctuations climatigues au Quaterneire d'apres les faunes de rongeurs.— Acta zool. Cracoviensia. 1973, 17, N 7, p. 141—165.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
20.III 1978 г.

L. I. Rekovets

RODENTS OF THE DESNA LATE PALEOLITH (WAYS OF THE FAUNA FORMATION AND ITS PALEOGEOGRAPHIC ANALYSIS)

Summary

The Late Pleistocene rodents from localities of the northern Ukraine (the Desna Paleolith) are represented by 13 species which differ from the present ones at the subspecies level. The character of changes in the rodent fauna of this region is traced from Late Pleistocene till the present time. The fauna is of mixed type represented both by Arctic (lemmings) and steppe (sousliks, jerboas, rainbows) species. Peculiarities of the morphological structure show that these species inhabited open tundra-steppe landscapes.

Institute of Zoology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR